第36卷 第2期 昆虫学报 Vol. 36, No. 2
1993年5月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA May, 1993

北京萤火虫复眼的光学成像*

吴梅英 田丽娟 彭连惠
(中国科学院生物物理研究所,北京 100101)

摘要 本文利用光学成像方法,研究了不同适应状态下的北京萤火虫 *Phrococelia pekinensis* 复眼所成的光学重叠像以及复眼的视场角。不同适应状态的晶体柱都能在距离复眼表面 300—350μm 之处形成光学重叠像。经过暗适应的晶体柱可以对不同物距的目标形成清晰的正重叠像,像的大小随物距的增大而减小;经明适应的晶体柱,成像物距范围变小,重叠像的像面亮度降低;经过漂白处理的晶体柱只能对一定的物距成像,像面亮度最低。不同数目的晶体柱都能形成一重叠像,并随着其数目的增加,像面亮度也逐渐增强。根据对局部复眼视场范围的观察和其结构特征的了解,认为萤火虫单个复眼的视场角大于 180 度。

关键词 北京萤火虫 复眼 晶体柱 光学成像 重叠像

昆虫复眼在解剖学、光学和生理学等方面与其它无脊椎动物(节肢动物除外)、脊椎动物以及人的视觉系统有很大差异。因此,对昆虫复眼结构与功能的研究很早就引起了人们的极大兴趣。Exner (1891) 提出了复眼的光学重叠理论。Kunze 和 Hausen (1971) 对复眼晶锥折射率分布进行了测量, Horridge, Land 和吴卫国等曾研究过光学重叠眼的不同特性,但对北京萤火虫 *Phrococelia pekinensis* (以下简称萤火虫) 在不同适应状态下对不同物距的成像特性,以及在暗、明适应和漂白后三种状态的晶体柱成像差别的研究还未见报道。此研究不仅揭示了萤火虫复眼晶体柱的成像特性,还为设计新型的光学系统提供了生物原型。

材料和方法

1. 材料: 所用材料为成熟的野生萤火虫 *Phrococelia pekinensis*, 采自北京西北郊香山卧佛寺地区。因为是在晚上采集,把所采集的萤火虫马上放入 75% 的酒精水溶液中固定,作为暗适应状态。把采集到的成虫经光照半小时后,再放入 75% 的酒精水溶液中,作为明适应状态。

2. 方法: 从固定液中取出萤火虫,切下复眼,解剖出晶体柱,放在载玻片上,并置于去掉聚光镜的显微镜(Zeiss)的载物台上,在聚光镜位置放上目标(字母 C)。角膜表面朝向目标。调节目标与晶体柱之间的距离,亦即是调节物距,并调节显微镜的聚焦水平,在显微镜上观察并照相。

结果与分析

1. 暗适应的晶体柱: 把目标与晶体柱表面之间的距离 l 调节为 10.5mm,使显微镜

本文于 1990 年 4 月收到。
* 国家自然科学基金资助课题

聚焦在萤火虫复眼表面之上 300—350μm（相当于在复眼的视网膜水平），可以观察到一个大的正重叠实像（图版 I:1）。增大物距 1 到 16mm，重叠像仍很清晰，但像的尺寸变小（图版 I:2）；当物距增大到 1—32mm 时，所成重叠像变得更小（图版 I:3）。

2. 明适应与漂白的晶体柱：经过明适应的晶体柱只能在一定物距范围内成像，当 l＝10.5mm 时，所成重叠像的大小与暗适应状态时相同，但像面亮度次之（图版 I:4）；当 l＝16mm 时，像的大小仍与暗适应时相同，但像面较模糊（图版 I:5）；当 l 再增加到 32mm 时，已观察不到重叠像。经过漂白处理的晶体柱形成的重叠像像面亮度则大大降低，并且只能在较小的物距范围内成像（图版 I:6）。

3. 不同数目晶体柱的影响及视场角：不同数目的晶体柱都能形成重叠像，但随着晶体柱数目的增加，重叠像像面亮度也随之逐渐增高；反之，像面亮度就相应降低。

萤火虫复眼具有很大的视场角，我们在物距为 125mm，直径为 330mm 的物平面观察了晶体柱形成重叠像的状况，其视场大约为 105 度 42 分，但这仅仅是利用了复眼中一部分晶体柱所获得的，又因为复眼本身的半球型的结构，也就造成了单个复眼大于 180 度的视场角。

4. 成像原理：萤火虫复眼晶体柱能形成重叠像，不仅是因为其角膜表面和晶锥顶端是曲面，而主要是由于晶锥的非均匀折射率的分布，具有弯曲光线的能力和作用，它能把入射光弯曲而使其在晶锥光轴的同侧方向出射。光线的入射角与出射角之比接近于1，也就是说，平行光入射晶体柱后又以平行光从晶锥出射（图 1:A）。这样每个晶体柱都能形成一个正像。众多的具有同样性能的晶体柱按半球面排成阵列，此时每个晶体柱形成的正像叠加在一起，就可以形成一个清晰的正的重叠实像（图 1:B）。

萤火虫复眼晶体柱可以对不同物距都能成重叠像而无需调焦，这是由于它本身的结构所决定的。根据一般光学系统的景深公式：

$$\Delta = \frac{4\alpha\beta\rho z'}{(2\alpha\beta)^2 - z'^2}$$

$$\beta = f/x$$

式中 Δ 为景深，z' 为弥散斑直径，2α 为系统的入射光瞳，ρ 为对准面到入瞳的距离，f 为焦距。从公式我们可以得知，当 z' 为定值时，把物镜（相当于晶体柱的角膜部分）调焦于同一距离的对准面时，焦距与 β 值成正比，而 β 值大者，Δ 必小，所以景深是随焦距的增大而减小。对于萤火虫复眼晶体柱，其焦距只有 300—350μm，所以我们可以近似地认为萤火虫复眼晶体柱是个无穷景深的成像系统。

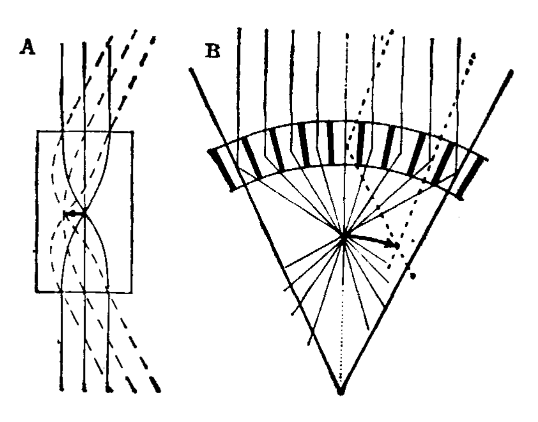


图 1　萤火虫复眼屈光器重叠成像原理
A.单个晶体柱的光路。B.晶体柱阵列的光路

讨　　论

1. 萤火虫复眼晶体柱形成的重叠像受多种因素的影响，其中色素的影响是一重要因

素。如果附色素位于晶锥之间，也就是在暗适应时，重叠像清晰，这是因为晶锥之间的附色素的作用相当于光栏，吸收了晶锥之外的杂散光，重叠像因此而清晰。晶体柱阵列的大小是又一影响因素，若晶体柱的阵列越大，也就是包含晶体柱的数目越多，换句话说，小眼数目越多，复眼越大，重叠像越清晰。反之，像也就越模糊。

2. 虽然萤火虫复眼属于光学重叠型复眼，但其每一个小眼都具有一定的视场角，由于受小眼视场角的限制，对于一个具有一定尺寸的物体，不可能达到每个小眼都能对整个物体成像。这样，萤火虫复眼在重叠成像的同时也存在着镶嵌的作用，只是重叠成像占主要成份。

3. 萤火虫复眼晶体柱所形成重叠像的分辨率与一般光学系统相比是比较低的。这是因为对于每一个晶体柱只能在其光轴的垂直平面上才成清晰的像，又因整个复眼呈半球形，所以每个晶体柱都在自己对应的垂直平面上成像。这样就有无数个小平面，这些小平面的包络面才是复眼晶体柱的光学重叠像像面，所以其像面为一曲面。我们在显微镜中观察并照相的光学像则是在同一个平面上获得的，同样也影响了其清晰程度。当然，对于昆虫本身，后面的神经加工在此方面又得到某些补偿。

北京萤火虫虽然也有分辨率比较低的缺点，但其复眼晶体柱所具有的无穷景深、视场大等优点，所以它仍然可以为新型光学系统的设计提供生物上的借鉴和依据。

参 考 文 献

中国科学院生物物理研究所昆虫复眼光学信息加工组 1979 北京萤火虫复眼晶体柱的光学特性。生物化学与生物物理进展3: 51—4。

吴卫国等 1982 北京萤火虫复眼的显微结构及其光学特性。昆虫学报 25(3): 260—3。

Exner, S. 1891 Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten. Leipzig-wien. Deuticke.

Horridge, G. A. 1969 The compound eye of the firefly (*Photuris*). *Proc. R. Soc.* Lond. B. **171**(1025): 445—63.

Horridge, G. A. 1971 Alternatives to superposition images in clear zone compound eyes. *Proc. R. Soc.* Lond. B. **179**(1054): 97—124.

Horridge, G. A. 1975 Optical mechanisms of clear zone eyes. In: The compound eye and vision of insects (ed. G. A. Horridge). pp. 255—98. Oxford, Clarendon.

Kunze, P. Q Hausen, K. 1971 Inhomogeneous refractive index in the crystalline cone of a moth eye. *Nature* **231**:292—3.

Kunze, P. 1979 Apposition and Superposition Eyes. In: Handbook of sensory Physiology Vol. VII/6A (ed. H. Autrum) pp. 441—502 Berlin-Heidelberg-New York: Springer.

Kirschfeld, K. 1969b Optics of the compound eye. In: Processing of optical data by organisms and by machines (ed. W. Reichardt), pp. 144—66 New York: Academic Press.

Land, M. F. 1976 Superposition images are formed by reflection in the eyes of some oceanic decapod crustacea. *Nature* (Lond) **263**: 764—5.

Land, M. F. Q Burton, F. A. 1979 The revractive index gradient in the crystalline cones of the eyes of an euphausiid crustacean. *J. Exp. Biol.* **82**, 395—8.

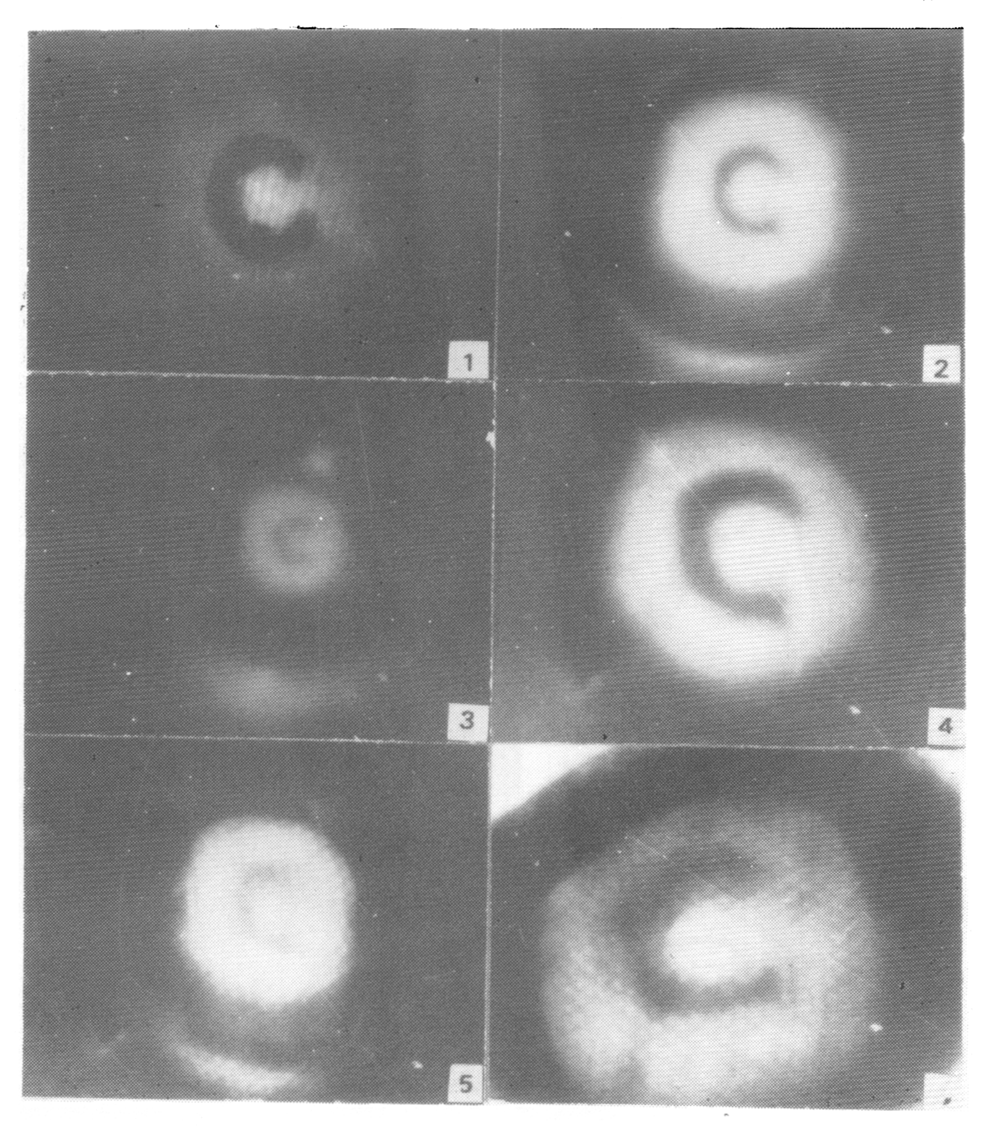
THE OPTICAL IMAGING OF COMPOUND EYE OF BEIJING FIREFLY *PHROCOCELIA PEKINENSIS*

WU MEI-YING TIAN LI-JUAN PENG LIAN-HUI

(*Institute of Biophysics, Academia Sinica, Beijing* 100101)

The optical superposition images and field angle of the compound eye of Beijing firefly *Phrococelia pekinensis* was observed by means of optical imaging under different adaptation states. Crystalling cones could form a real superposition image at a distance of 300—350 μm from the surface of cornea (correspond to the level of retina) under different adaptation states. A real optical superposition image was formed by dark-adapted crystalline cones for an object at different distances and its size decreased as the object distance increased. For the light-adapted crystalline cones the range of object distance became smaller and the brightness of superposition image became lower than they were with dark-adapted crystalline cones. Bleached crystalline cones could form a superposition image only at a certain distance and the brightness of image was lowest in the three cases. Different number of crystalline cones could form the same superposition image but the increase in image sharpness arose from the increase in number of the crystalline cones. According to the observation in the field of part of the compound eye and the characteristics of its structure, the field angle of the compound eye of the Beijing firefly was found to be over 180°

Key words *Phrococelia pekinensis*——compound eye——crystalline cone—optical imaging-superposition image



1．l = 10.5mm 时暗适应晶体柱形成的重叠像　2 .l = 16mm 时暗适应晶体柱形成的重 叠 像
3，l = 32mm 时暗适应晶体柱形成的重叠像　4．l = 10.5mm 时明适应晶体柱形成的重 叠 像
5．l =: 16mm 时明适应晶体柱形成的重叠像　6．l = 10.5mm 时漂白后晶体柱形成的重叠像